Les premiers représentants du genre *Homo*, en quête d'une identité. Apports de l'étude morphologique et de l'analyse cladistique

*Early Homo, in quest of identity. Data from cladistic analyses and
morphological comparisons*

Sandrine Prat

Édition électronique

URL : <https://journals.openedition.org/bmsap/586>

DOI : 10.4000/bmsap.586

ISSN : 1777-5469

Éditeur

Société d'Anthropologie de Paris

Édition imprimée

Date de publication : 1 juin 2004

Pagination : 17-35

ISSN : 0037-8984

Référence électronique

Sandrine Prat, « Les premiers représentants du genre *Homo*, en quête d'une identité. Apports de l'étude morphologique et de l'analyse cladistique », *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* [En ligne], 16 (1-2) | 2004, mis en ligne le 13 mai 2008, consulté le 01 juin 2021. URL : <http://journals.openedition.org/bmsap/586> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/bmsap.586>

Les contenus des *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* sont mis à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License.

LES PREMIERS REPRÉSENTANTS DU GENRE *HOMO*, EN QUÊTE D'UNE IDENTITÉ. APPORTS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET DE L'ANALYSE CLADISTIQUE

EARLY *HOMO*, IN QUEST OF IDENTITY. DATA FROM CLADISTIC ANALYSES AND MORPHOLOGICAL COMPARISONS

Sandrine PRAT ¹

RÉSUMÉ

Il n'existe actuellement aucun consensus concernant la taxinomie et la constitution de l'hypodigme d'*Homo habilis* Leakey *et al.* 1964. Quatre hypothèses majeures sont aujourd'hui avancées à partir des restes crâniens et mandibulaires des spécimens attribués classiquement à *Homo habilis sensu lato* : (1) tous les spécimens appartiennent à un seul et même taxon : *Homo habilis* ; (2) deux espèces peuvent être identifiées dans ce groupe : *Homo habilis sensu stricto* et *Homo rudolfensis* ; (3) ces spécimens n'appartiennent pas au genre *Homo* mais au genre *Australopithecus* ; (4) les spécimens de l'espèce *rudolfensis* devraient être mis dans le genre *Kenyanthropus*.

Le but de cette étude est de réévaluer de façon critique la variabilité au sein de cet ensemble fossile du Plio-Pléistocène et de tester si les spécimens appartiennent bien au genre *Homo*. Deux types d'étude ont été entrepris : une comparaison morphologique et une analyse cladistique. Dans cette dernière analyse, l'Unité Taxinomique Opérationnelle (OTU) est constituée par le spécimen et non l'espèce, en l'absence de consensus concernant l'attribution taxinomique des spécimens fossiles étudiés. Ces analyses portent sur les pièces originales provenant d'Éthiopie, du Kenya, de Tanzanie, du Malawi et de République d'Afrique du sud. L'étude morphologique permet de mettre en évidence une variabilité considérable au sein des premiers représentants du genre *Homo*. Deux espèces peuvent être définies au sein de cet ensemble : *habilis* et *rudolfensis*. L'analyse cladistique des 122 caractères crâniens montre l'appartenance de ces deux espèces au genre *Homo* et non aux genres *Australopithecus* ou *Kenyanthropus*.

Mots-clés : *Homo habilis*, taxinomie, hominidés, Plio-Pléistocène, cladistique, anatomie.

ABSTRACT

No consensus has been achieved concerning the taxonomic significance of the species *Homo habilis*. Four main hypotheses have been advanced: (1) the specimens from Olduvai, East Turkana and Omo belong to the same palaeo-species: *Homo habilis sensu lato*; (2) the hypodigm is heterogenous; two species could be defined : *Homo habilis sensu stricto* and *Homo rudolfensis*; (3) these specimens do not belong to the genus *Homo* but to *Australopithecus* or (4) *Kenyanthropus*.

The goal of this study is to critically re-evaluate the hypotheses concerning the taxonomy of the specimens attributed to early *Homo*, and to test whether they belong to the genus *Homo* or to another genus. A morphological study and numerical cladistic analyses on 122 morphological characteristics were carried out on the original Plio-Pleistocene specimens. The Operational Taxonomic Unit (OTU) is defined by the fossil specimen rather than the species in the absence of consensus concerning the taxonomic attribution of the fossil specimens studied. Indeed, because no consensus concerning the hypodigm of *Homo habilis* has been achieved, the creation of OTU on the basis of shared anatomy would have introduced circularity into our analysis. The results of these analyses show that: (a) two species could be defined: *habilis* and *rudolfensis*; (b) the specimens belonging to these two taxa are included in the clade of *Homo* ; (c) the conclusions concerning the revision of the genus *Homo* and the inclusion of the specimens of *habilis* and *rudolfensis* to the genus *Australopithecus* or *Kenyanthropus* are questioned.

Keywords: *Homo habilis*, taxonomy, hominids, Plio-Pleistocene, cladistics, anatomy.

1. UPR 2147 du CNRS, 44 rue de l'Amiral Mouchez, 75014 Paris, France, e-mail : sandrineprat@ivry.cnrs.fr

INTRODUCTION

Les premiers spécimens attribués à l'espèce *Homo habilis* furent mis au jour dans les gorges d'Olduvai en 1959. Malgré l'ancienneté de ces découvertes, il n'existe aucun consensus concernant la taxinomie et la constitution de l'hypodigme de cette espèce, définie par Leakey, Napier et Tobias en 1964, alors que l'étude de la phylogénie et de la taxinomie des premiers représentants du genre *Homo* connaît un développement considérable depuis le milieu des années 1980 (Stringer 1986 ; Chamberlain, Wood 1987 ; Groves 1989 ; Miller 1991, 2000 ; Wood 1991, 1992, 1996 ; Skelton, McHenry 1992 ; Rightmire 1993 ; Lieberman *et al.* 1996 ; Strait *et al.* 1997).

Ce champ disciplinaire s'est enrichi par :

- la description de nouvelles espèces d'hominidés (*Ardipithecus ramidus* (White *et al.* 1994), *Australopithecus anamensis* (Leakey *et al.* 1995) ; *A. bahrelghazali* (Brunet *et al.* 1995) ; *A. garhi* (Asfaw *et al.* 1999) ; *Ardipithecus ramidus kadabba* (Haile-Selassie 2001) ; *Kenyanthropus platyops* (Leakey *et al.* 2001) ; *Orrorin tugenensis* (Senut *et al.* 2001) et *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet *et al.* 2002) ;
- la découverte de nouveaux fossiles attribués aux tout premiers représentants du genre *Homo* (UR 501, Schrenk *et al.* 1993 ; AL 666-1, Kimbel *et al.* 1996 ; DHN 34, Keyser *et al.* 2000 ; OH 65, Blumenshine *et al.* 2003) ;
- le renouvellement des méthodologies (analyses cladistiques, méthodes statistiques multivariées et approches probabilistes).

Ce développement est également lié à l'essor des études comparatives sur les populations d'hommes actuels, de chimpanzés, de gorilles et d'orangs-outans.

À ce jour près de 90 spécimens, essentiellement des éléments crâniens et dentaires, sont attribués aux premiers représentants du genre *Homo*. D'un point de vue chronologique, ces individus se répartissent entre 2,45 et 1,55 millions d'années. Ils ont été découverts principalement en Afrique de l'Est et en Afrique du Sud (fig. 1). Les sites de Hadar (Kimbel *et al.* 1996) et de l'Omo (membres G et H, Howell *et al.* 1974 ; Boaz, Howell 1977 ; Ramirez-Rozzi 1997) en Éthiopie, de Koobi Fora (Leakey 1973, 1974, 1976) et de Chemeron (Hill 1992) au Kenya, d'Olduvai (Bed I, Bed II inférieur) (Leakey 1961 ; Leakey *et al.* 1964 ; Tobias 1991 ; Blumenshine *et al.* 2003) en Tanzanie, d'Uraba (Schrenk *et al.* 1993) au Malawi et de Sterkfontein (Membre 5) (Hughes, Tobias 1977) et de Drimolen (Keyser *et al.*

2000) sont, en effet, classiquement admis comme renfermant des individus attribués aux tout premiers représentants du genre *Homo*. Pour le site de Swartkrans en République d'Afrique du Sud, l'attribution des fossiles est plus contestée. En effet, le cranium SK 847 et les mandibules SK 15 et SK 45 présentent une plus grande affinité morphologique soit avec *Homo habilis sensu lato* (Howell 1978 ; Grine *et al.* 1993) soit avec *Homo erectus* ou *Homo ergaster* (Clarke 1994).

L'objectif de cette étude est de réévaluer le statut taxinomique des tout premiers représentants du genre *Homo* et leur attribution générique. Ces deux questions interdépendantes sont fondées sur une réflexion concernant la variabilité et la pertinence des caractères anatomiques pris en compte dans les différentes études sur la taxinomie des premiers hommes. Ainsi, il est proposé une comparaison morphologique et une analyse cladistique, basée sur l'individu et non sur l'espèce, afin d'évaluer de façon objective la variabilité au sein de cet ensemble et de déterminer l'attribution générique de ces individus. En effet, en l'absence de consensus concernant la taxinomie des premiers représentants du genre *Homo*, il apparaît souhaitable de ne pas constituer d'unités taxinomiques a priori. Une approche populationnelle inédite sur les grands singes et les hommes actuels est également mise en œuvre pour valider l'emploi de certains caractères anatomiques dans les comparaisons et dans les diagnoses des tout premiers représentants du genre *Homo*.

Fig.1- Carte de répartition des premiers représentants du genre *Homo*.

Fig. 1—Distribution of early *Homo* specimens.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

Quatre-vingt quinze restes crâniens d'hominidés fossiles originaux ont été étudiés (Prat 2000a), parmi lesquels 32 individus ont été sélectionnés (*tabl. I, II*). Ils correspondent aux spécimens accessibles pour étude les mieux préservés. Les fossiles originaux attribués aux premiers représentants du genre *Homo* proviennent d'Éthiopie, du Kenya, de Tanzanie, du Malawi et de République d'Afrique du Sud (*tabl. I*). Les spécimens de Hadar (AL 666-1, Kimbel *et al.* 1996), de Drimolen (DNH 34, Keyser *et al.* 2000) et des gorges d'Olduvai (OH 65, Blumenshine *et al.* 2003) n'ont pas été inclus dans cette étude.

Pour ce qui concerne les populations d'hominoides actuels, 226 grands singes et hommes actuels (de sexe masculin ou féminin et de localité connus) ont été examinés. Cet échantillon est composé de 49 gorilles (20 *Gorilla gorilla graueri*, 20 *Gorilla gorilla gorilla* et 9 *Gorilla gorilla beringei*), de 55 chimpanzés communs (30 *Pan troglodytes troglodytes*, 25 *Pan troglodytes schweinfurthi*), de 20 chimpanzés nains (*Pan paniscus*), de 47 orangs-outans (27 *Pongo pygmaeus pygmaeus*, 20 *Pongo pygmaeus abelii*) et de 55 hommes actuels (Prat 2000a). Le stade de développement des individus a été estimé à partir du degré d'éruption de la troisième molaire et du degré de synostose de la synchondrose sphéno-occipitale.

Site	Crânes
Olduvai (Tanzanie)	OH 7, 13, 16, 24, 62
Est Turkana (Kenya)	KNM-ER 807, 1470, 1478, 1590, 1805, 1813, 3732, 3735, 3891
Chemeron (Kenya)	KNM-BC 1
Sterkfontein (Afrique du Sud)	Stw 53, Sts 19
Omo (Éthiopie)	L 894-1

Tabl. I - Tableau récapitulatif des éléments crâniens étudiés attribués aux tout premiers représentants du genre *Homo* (OH : Olduvai Hominid ; KNM : Kenyan National Museum ; ER : East Rudolf ; BC : Baringo Chemeron ; Stw : Sterkfontein witwatersrand ; SK : Swartkrans ; L : Omo Locality).

Table I—List of the early *Homo* cranial remains studied (OH: Olduvai Hominid; KNM: Kenyan National Museum; ER: East Rudolf; BC: Baringo Chemeron; Stw: Sterkfontein witwatersrand; SK: Swartkrans; L: Omo Locality).

Spécimens	Sites	Datations (Ma)
AL 333-45	Hadar (Éthiopie)	3,22-3,18 (Walter 1994)
KNM-ER 406	Est Turkana (Kenya)	1,7 (Feibel <i>et al.</i> 1989)
KNM-ER 730	Est Turkana	1,7 (Feibel <i>et al.</i> 1989)
KNM-ER 1470	Est Turkana	1,9-1,88 (Feibel <i>et al.</i> 1989)
KNM-ER 1805	Est Turkana	1,85 (Feibel <i>et al.</i> 1989)
KNM-ER 1813	Est Turkana	1,9-1,88 (Feibel <i>et al.</i> 1989)
KNM-ER 3732	Est Turkana	1,9-1,88 (Feibel <i>et al.</i> 1989)
KNM-ER 3733	Est Turkana	1,78 (Feibel <i>et al.</i> 1989)
KNM-ER 3883	Est Turkana	1,57 ± 0,08 (Feibel <i>et al.</i> 1989)
KNM-WT 17000	Ouest Turkana (Kenya)	2,5 (Feibel <i>et al.</i> 1989)
KNM-WT 40000	Ouest Turkana	3,5 (Leakey <i>et al.</i> 2001)
OH 5	Olduvai (Tanzanie)	1,85-1,8 (Hay 1976)
OH 9	Olduvai	1,25 (Hay 1976)
OH 13	Olduvai	1,6 (Hay 1976)
OH 16	Olduvai	1,67 (Hay 1976)
OH 24	Olduvai	1,88 (Hay 1976)
OH 62	Olduvai	1,85-1,75 (Johanson <i>et al.</i> 1987)
Sts 5	Sterkfontein (République d'Afrique du Sud)	2,8-2,4 (Schwartz <i>et al.</i> 1994)
Sts 71	Sterkfontein	2,8-2,4 (Schwartz <i>et al.</i> 1994)
Stw 53	Sterkfontein	2,0 (Schwartz <i>et al.</i> 1994)
Stw 505	Sterkfontein	2,8-2,4 (Schwartz <i>et al.</i> 1994)
SK 46	Swartkrans	1,8-1,5 (Vrba 1985)
SK 48	Swartkrans	1,8-1,5 (Vrba 1985)

Tabl. II - Répartitions chronologique et géographique des spécimens fossiles originaux utilisés dans les analyses cladistiques (AL : Hadar ; KNM : Kenyan National Museum ; ER : East Rudolf ; WT : West Turkana ; OH : Olduvai Hominid ; Sts : Sterkfontein site ; Stw : Sterkfontein witwatersrand ; SK : Swartkrans).

Table II—Chronological and geographical distribution of the specimens used in the cladistic analyses (AL: Hadar; KNM: Kenyan National Museum; ER: East Rudolf; WT: West Turkana; OH: Olduvai Hominid; Sts: Sterkfontein site; Stw: Sterkfontein witwatersrand; SK: Swartkrans).

Méthodes

Analyse cladistique et comparaison morphologique

Cent vingt-deux caractères crâniens, décrits dans Prat (2000a), ont été utilisés dans ces deux types d'analyses. Cette liste de caractères (*annexe I*) est issue de la littérature anthropologique traitant des hominidés plio-pléistocènes (Skelton *et al.* 1986 ; Chamberlain, Wood 1987 ; Tobias 1991 ; Skelton, McHenry 1992 ; Liberman *et al.* 1996 ; Strait *et al.* 1997 ; Zeitoun 2000) et d'une observation des caractères sur les fossiles originaux. Des tests intra-observateur et extra-observateur portant sur la définition des caractères et sur la reproductibilité de leur codage ont été effectués au préalable.

L'étude phylogénétique est basée sur l'analyse cladistique des 122 caractères crâniens. « L'extra-groupe » est constitué d'individus adultes de *Pan troglodytes* (25 mâles et 25 femelles) et de *Gorilla gorilla* (15 mâles et 15 femelles) provenant de différentes populations. « L'intra-groupe » est constitué des fossiles originaux provenant d'Éthiopie, du Kenya, de Tanzanie et de la République d'Afrique du Sud (*tabl. II*) : 22 spécimens sont intégrés dans la première analyse, complétée des données issues de la littérature pour *Kenyanthropus platyops* dans la seconde analyse cladistique. Le codage de chaque individu est illustré dans la matrice de caractères (*annexe II*). Les données dentaires n'ont pu être incluses, du fait de la présence d'un grand nombre de spécimens édentés dans notre échantillon fossile. De même, la capacité crânienne, n'ayant pu être estimée que sur un nombre restreint d'individus, n'a pas été prise en compte dans l'analyse.

Cette étude diffère des précédentes analyses sur les premiers représentants du genre *Homo* dans la constitution de l'Unité Taxinomique Opérationnelle (UTO). Celle-ci est constituée par le spécimen et non l'espèce, en l'absence de consensus concernant la constitution de l'hypodigme de l'espèce *Homo habilis*. Notre propos étant de déterminer l'appartenance taxinomique et la position phylogénétique des spécimens, la création d'une UTO sur la base de ressemblances des caractères anatomiques aurait induit un raisonnement circulaire. Chaque fossile est donc considéré comme le taxon terminal avec ses caractères diagnostiques propres. Une telle étude systématique liée à une approche cladistique a été également entreprise sur les *Homo sapiens* archaïques et sur les *Homo erectus* par Capparos (1997) et Zeitoun (2000) et sur le spécimen éthiopien de

Daka par Asfaw et collaborateurs (2002) et Gilbert et collaborateurs (2003). Du fait même des fondements méthodologiques de l'analyse cladistique, la fiabilité des résultats obtenus est influencée par le choix des caractères pris en compte et par la constitution des Unités Taxinomiques Opérationnelles. L'analyse cladistique est donc inhérente à ces choix et n'illustre que l'analyse de N caractères et de n taxons. Elle ne donne aucune information sur les autres taxons et sur les caractères non pris en compte dans l'analyse. Une étude sur le spécimen, et non sur le taxon constitué a priori, et sur un grand nombre de caractères permet de pallier l'arbitraire résultant du codage et du choix des caractères. L'analyse cladistique est basée sur un concept différent de celui des méthodes phénétiques. Ces dernières sont fondées sur le concept de similitude globale, la signification évolutive des caractères phénotypiques n'est pas considérée (Zeitoun 2000). Elles portent sur l'analyse quantitative du plus grand nombre de caractères chez les fossiles étudiés, l'homologie (similitude héritée d'un ancêtre commun) et l'homoplasie (similitude non héritée d'un ancêtre commun) étant mêlées. Les méthodes phénétiques ne s'intéressent pas aux caractères en tant que tels (contrairement à l'approche cladistique) et ne permettent de localiser sur l'arbre ni les homoplasies ni les homologies (Darlu, Tassy 1993).

Le sens de polarité des transformations ou polarité des caractères est estimé à partir du critère de comparaison « extra-groupe ». Les variables métriques (ou caractères continus) ont été codées en caractères discontinus grâce à la méthode proposée par Thiele en 1993 [après une transformation logarithmique des données, ces dernières sont standardisées en utilisant la formule $xs = ((x - \min) / (\max - \min)) * n$, n étant le nombre maximum d'états ordonnés utilisés dans l'algorithme (32 pour le logiciel PAUP 3.1)]. Cette méthode permet de coder tous les caractères de manière similaire. Les données ont été entrées de façon aléatoire afin d'éviter toute hypothèse phylogénétique préconçue. Afin de tenir compte de la variabilité intra-spécifique, le polymorphisme est codé en état multiple (0/1, 0/2, 0/1/2...) à l'aide de l'option « polymorphisme » du logiciel PAUP 3.1s (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*) (Swofford 1993). Vu le nombre important de taxons étudiés, la recherche de l'arbre le plus court est effectuée en utilisant l'algorithme heuristique de recherche avec les options de réarrangement des branches (« *general* », « *starting trees* », « *stepwise addition* » et « *branch swapping* »). Les options d'optimisation ACCTRAN

(« *accelerated transformation* » qui maximisent les réversions), DELTRAN (« *delayed transformation* » qui maximisent les convergences) et MINF (qui force les changements au nœud de base extra-groupe/intra-groupe et déplace les transformations vers les branches terminales) ont été utilisées. La solidité de l'arbre est estimée par l'indice de cohérence (IC) et par l'indice de rétention (IR). L'indice de cohérence (IC) d'un arbre est égal au rapport entre le nombre minimum (R) de transformations qui sont nécessaires pour expliquer les états de tous les caractères et le nombre effectif de transformation (L) ; $IC = R/L$. L'indice de rétention (IR) tient compte du nombre maximum de transformations requis par les données, IR est égal à $(G-L)/(G-R)$ où G est le nombre de pas nécessaire si tous les changements d'état ne survenaient que le long des branches terminales (Farris 1989).

Étude de l'expression des caractères utilisés dans les analyses : approche populationnelle au sein des groupes de primates actuels

L'approche populationnelle sur les hommes et les grands singes actuels apparaît comme un bon modèle pour tester l'influence du sexe (masculin ou féminin) et du stade de développement post-natal de l'individu sur les caractères morphologiques. Le bien-fondé de cette approche a été montré précédemment par les travaux d'Ushida (1992) sur les mesures dentaires de *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*, de Braga (1995) sur 33 caractères crâniens de *Pan*, *Gorilla* et *Pongo* et par Coqueugniot (1998) sur 20 caractères crâniens et mandibulaires d'individus immatures d'*Homo sapiens*. Le test du Chi 2 de Pearson a été utilisé afin de tester les liaisons entre les différents traits morphologiques et le stade de maturation dentaire et/ou le sexe des individus. Si la probabilité p est inférieure à 0,05, alors la distribution des caractères n'est pas indépendante du sexe ou de l'âge anatomique de l'individu, les variables sont alors liées.

RÉSULTATS

Analyse cladistique

Homo/Australopithecus

La recherche d'arbres optimaux, à partir des 122 caractères crâniens observés sur 22 fossiles originaux matures, a abouti à trois arbres de longueur identique (L = 431 pas), quelles que soient les options de réar-

Fig. 2 - Arbre de consensus strict des trois arbres les plus parcimonieux se rapportant à 122 caractères crâniens non ordonnés et 22 spécimens fossiles adultes (L = 421 pas, IC = 0,452, IR = 0,431).

Fig. 2—Most parsimonious cladogram. Consensus tree, 122 traits, 22 mature specimens (L = 431 steps, IC = 0.452, IR = 0.431).

rangement des branches. Les caractères sont non ordonnés et n'ont pas été pondérés. L'arbre de consensus strict (fig. 2) a une longueur de 431 pas, un indice de cohérence (IC) de 0,452 et un indice de rétention (IR) de 0,431.

Les résultats de cette analyse montrent l'existence de deux groupes monophylétiques : le clade *Homo* défini au nœud A et le clade *Australopithecus* défini au nœud B.

Le clade A, correspondant au clade *Homo*, défini par (((((KNM-ER 1470((KNM-ER 1813(OH 16, OH 9)) KNM-ER 730))(OH 24, OH 13)KNM-ER 3732) (KNM-ER 3733, KNM-ER 3883))OH 62)Stw 53) est soutenu au nœud A par six caractères « fixes » ou « non ambigus », c'est-à-dire communs aux trois options ACCTRAN, DELTRAN et MINF. Ces caractères sont : la présence de bosses pariétales en position médiane, la

forme du tubercule articulaire visible en *norma basilaris* (deux surfaces articulaires présentant une angulation supérieure à 90°, convergence avec le clade C), la rupture d'angulation avec la pente postérieure du tubercule articulaire et du plan sous-temporal (convergence avec le clade C), la forme du processus post-glénoïde (asymétrique avec un apex déjeté latéralement), une crête pétreuse uniforme et la présence d'une épine nasale antérieure.

Le clade B, correspondant au clade *Australopithecus*, défini par (((KNM-ER 1805 ((KNM-ER 406, OH 5)(SK 48, SK 46))) (Stw 505(Sts 5, Sts 71))) KNM-WT 17000)AL 333-45) est soutenu au nœud B par quatre caractères « fixes » ou « non ambigu ». Ces caractères sont : la présence d'une crête sagittale, un développement moyen de la crête sagittale, la présence de crêtes temporales et un *foramen magnum* en position antérieure par rapport à la ligne bitympanique.

Pour ce qui concerne les premiers représentants du genre *Homo*, cette analyse met en évidence :

- l'appartenance des spécimens KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, KNM-ER 3732, OH 24, OH 62 et Stw 53 au clade A correspondant au genre *Homo* et non au clade B correspondant au genre *Australopithecus* ;
- la position particulière du spécimen kenyan KNM-ER 1805 dont l'attribution taxinomique est discutée (Prat 2001, 2002). Cet individu, considéré par de nombreux auteurs comme un spécimen d'*Homo habilis* (White *et al.* 1981 ; Kimbel *et al.* 1984 ; Wood 1991, 1992), n'est pas, en effet, regroupé avec les individus appartenant au clade *Homo* défini au nœud A. Il est, en revanche, lié au nœud D avec les spécimens KNM-ER 406 et OH 5, attribués à *Australopithecus boisei* (ou *Paranthropus boisei* selon les auteurs), et avec SK 48 et SK 46, tous deux considérés comme des *Australopithecus robustus* (ou *Paranthropus robustus*).

Homo/Kenyanthropus

L'analyse cladistique (fig. 3), en intégrant les données issues de la description du nouveau spécimen kenyan KNM-WT 40000, holotype de l'espèce *Kenyanthropus platyops* Leakey *et al.* 2001, met également en évidence l'appartenance des spécimens KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, KNM-ER 3732, OH 24, OH 62 et Stw 53 au clade *Homo* (défini au nœud A) et non un regroupement avec le spécimen type de l'espèce *Kenyanthropus platyops* (KNM-WT 40000).

L'arbre de consensus strict des deux arbres les plus parcimonieux a une longueur de 442 pas, un indice de cohérence (IC) de 0,442 et un indice de rétention (IR) de 0,431. Les caractères « fixes » ou « non ambigu » au nœud A sont : une région glabellaire plane en *norma lateralis*, la présence d'une dépression post-orbitaire latérale, l'absence de crête sagittale, un développement faible de la crête supramastoïdienne, l'absence de jonction entre les crêtes mastoïdienne et supramastoïdienne, la présence d'une crête pétreuse uniforme, une région canine indépendante par rapport à l'ouverture nasale, l'absence de proéminence latérale de l'os zygomatique, un bord inférieur de l'orbite situé postérieurement par rapport au bord supérieur et non arrondi latéralement et des os nasaux saillants.

Fig. 3 - Arbre de consensus strict des deux arbres les plus parcimonieux se rapportant à 122 caractères crâniens non ordonnés et 23 spécimens fossiles adultes ($L = 442$ pas, $IC = 0,442$, $IR = 0,431$).

Fig. 3—Most parsimonious cladogram.
Consensus tree, 122 traits, 23 mature specimens
($L = 442$ steps, $IC = 0.442$, $IR = 0.431$).

Comparaisons morphologiques

D'un point de vue anatomique, deux groupes peuvent être mis en évidence au sein des tout premiers représentants du genre *Homo* sur la base de différences de morphologie crânienne. Il s'agit :

– du groupe constitué par KNM-ER 1813, 3735, 3891, BC1 du Kenya ; L 894-1, d'Éthiopie ; OH 7, 13, 16, 24, 62 de Tanzanie et Stw 53 de République d'Afrique du Sud. Cet ensemble est nommé *Homo habilis sensu stricto*

en référence au spécimen OH 7, holotype de l'espèce *Homo habilis* Leakey *et al.* 1964 ;

– et du groupe défini par KNM-ER 1470, 1590, 1801, 3732 du Kenya. Cet ensemble est nommé *Homo rudolfensis*, en référence au spécimen KNM-ER 1470, holotype de l'espèce *Homo rudolfensis* (Alexeev 1978).

Ces deux espèces se distinguent sur la base de 26 caractères morphologiques (*tabl. III*). Aucun caractère n'est lié à l'attribution sexuelle de l'individu.

Caractères	<i>Homo habilis sensu stricto</i>	<i>Homo rudolfensis</i>
Os frontal		
Dépression supratrigonale	présente	absente
Dépression postorbitaire latérale	présente (Stw 53, KNM-ER 3891, OH 16, 24)	absente (KNM-ER 3732)
<i>Sulcus</i> supratractoral	présent	absent
Os temporal		
Forme de l'écaille de l'os temporal	basse et triangulaire (KNM-ER 1813, OH 24)	haute et arrondie
Orientation du bord antérieur de l'écaille	verticale (OH 13, 24, KNM-ER 1813)	antérieure (KNM-ER 1470)
Importance de la crête supramastoïdienne au niveau du porion	moyenne	nulle
Jonction des crêtes mastoïdienne et supramastoïdienne *	absente (KNM-ER 1813, Stw 53, L894-1)	présente (KNM-ER 1470)
Forme de la racine du processus zygomatic de l'os temporal *	elliptique (KNM-ER 1813, OH 16, KNM-BC 1, Sts 19) ; plane (OH 24, Stw 53)	plane (KNM-ER 1470)
Forme du tubercule articulaire *	2 surfaces articulaires (L894-1, Stw 53, KNM-BC 1, KNM-ER 3891, 3735, OH 13, 16)	plan (KNM-ER 1470)
Continuité de la pente postérieure du tubercule articulaire	non continue (KNM-BC 1, OH 13, 16)	continue (KNM-ER 1470, 3735, 3891)
Position du processus post-glénoïde par rapport à l'extrémité latérale de la partie tympanique de l'os temporal	au même niveau	médiale
Os pariétal		
Position des lignes courbes temporales *	haute (OH 7, 13, 16, 24)	médiane (KNM-ER 1470, 1590, 3732)
Os occipital		
Inclinaison du plan nuchal *, #	forte (KNM-ER 1813, OH 24)	faible (KNM-ER 1470)
<i>Torus</i> occipital externe #	développement médial (KNM-ER 1813, OH 16)	absent (KNM-ER 1470, 1590)
Complexe maxillo-facial		
Largeur de la face moyenne/largeur de la face supérieure	identique	face moyenne plus large
Prognathisme alvéolaire	réduit	plus faible
Taille de l'os zygomatic	petite	grande
Fosse zygomatoco-maxillaire	présente	absente
Orientation du processus zygomatic de l'os maxillaire par rapport au plan de référence de Francfort	verticale	postérieure
Position du point frontomaxillaire par rapport à la rangée dentaire *, #	M1-M2 (OH 24, 62)	P4-M1 (KNM-ER 1470)
Individualisation de la région incisive par rapport à l'ouverture nasale	oui	non
<i>Clivus</i> naso-alvéolaire	convexe	plat
Forme des orbites *	rectangulaire à allongement supéro-inférieur (KNM-ER 1813)	carrée (KNM-ER 1470)
Forme du bord supérieur de l'orbite	arrondie	ovoïde
Position du bord supérieur de l'orbite par rapport au bord inférieur	en position antérieure	dans le même plan
Palais	étroit	large

*Tabl. III - Distinctions entre les restes crâniens d'Homo habilis sensu stricto (KNM-ER 1813, KNM-ER 3735, KNM-ER 3891, KNM-BC 1, OH 13, OH 16, OH 24, OH 62, L 894-1 et Stw 53) et d'Homo rudolfensis (KNM-ER 1470, KNM-ER 1590 et KNM-ER 3732). Les caractères mentionnés par « * » correspondent aux caractères liés au stade de développement post-natal de l'individu et par « # » aux caractères présentant, au sein des populations actuelles, une variabilité intra-spécifique importante.*

Table III—Comparison between Homo habilis sensu stricto (KNM-ER 1813, KNM-ER 3735, KNM-ER 3891, KNM-BC 1, OH 13, OH 16, OH 24, OH 62, L 894-1, Stw 53) and Homo rudolfensis (KNM-ER 1470, KNM-ER 1590, KNM-ER 3732). () indicates the traits related to the stage of post-natal development of the individual, (#) indicates high polymorphism in extant great apes.*

Les spécimens d'*Homo habilis* présentent, en vue supérieure, un *sulcus* supratotal, une dépression supratrigonale et une dépression postorbitaire, situées respectivement en position postérieure et latérale par rapport à la région orbitaire. Chez les spécimens attribués à *Homo habilis*, les lignes courbes temporales sont en position haute au niveau de l'os pariétal. La forme de l'écaille de l'os temporal est basse et triangulaire, son bord antérieur est orienté verticalement, lorsque le crâne est positionné dans le plan de référence de Francfort. La crête supramastoïdienne et l'apophyse mastoïde sont faiblement développées. Les crêtes mastoïdienne et supramastoïdienne ne sont généralement pas jointives sur les spécimens d'*Homo habilis* contrairement à *Homo rudolfensis*. En vue inférieure, la portion temporale de l'articulation temporo-mandibulaire des *Homo habilis* est de forme rectangulaire, le tubercule articulaire n'est pas plan et la pente postérieure du tubercule articulaire n'est pas continue contrairement aux spécimens d'*Homo rudolfensis*. Chez ces derniers, le processus post-glénoïde est en position médiale par rapport à l'extrémité latérale de la partie tympanique de l'os temporal. La racine du processus zygomatique de l'os temporal est de forme elliptique chez *Homo habilis* contrairement aux spécimens d'*Homo rudolfensis*, où celle-ci est plane. Au niveau de l'os occipital, le plan nuchal est fortement incliné et le *torus* occipital externe est développé médialement chez les fossiles attribués à *Homo habilis*.

La majorité des caractères qui permettent de distinguer les spécimens attribués à *Homo habilis* et à *Homo rudolfensis* se situe au niveau du complexe maxillo-facial. Ces deux espèces se distinguent notamment par des proportions différentes entre la face supérieure et la face moyenne (de largeur identique chez *Homo habilis*), le prognathisme alvéolaire (plus faible chez *Homo rudolfensis*) et la taille de l'os zygomatique (plus petit chez *Homo habilis*). Chez ces derniers, une fosse zygomatoco-maxillaire peut être observée sur certains spécimens. L'orientation du processus zygomatique de l'os maxillaire est verticale, lorsque le crâne est positionné dans le plan de référence de Francfort (fig. 4). La position du point frontomaxillaire par rapport à la rangée dentaire est plus antérieure chez *Homo rudolfensis* (P⁴-M¹). Chez les spécimens d'*Homo habilis*, la région incisive est totalement indépendante de l'ouverture nasale et est proéminente par rapport à la région canine. Chez les spécimens attribués à *Homo rudolfensis*, l'ouverture nasale est étroite et le *clivus* naso-alvéolaire est plan. Des distinctions anatomiques peuvent être également observées au niveau de la région orbitaire. La forme des orbites est plus carrée chez les spécimens d'*Homo rudolfensis* (notamment KNM-ER 1470) et le bord supérieur ovoïde (il est courbe médialement et présente une obliquité supéro-médiale latéro-inférieure). Les bords supérieur et inférieur de l'orbite se situent dans le même plan. Le palais des spécimens attribués à *Homo*

Fig. 4 - Localisation des caractères : taille de l'os zygomatique, présence d'une fosse zygomatoco-maxillaire, orientation du processus zygomatique de l'os maxillaire sur le spécimen kenyan KNM-ER 1813.

Fig. 4—Features: size of the zygomatic bone, zygomatico-maxilla fossa, orientation of the maxillary zygomatic process, observed on the Kenyan specimen KNM-ER 1813.

rudolfensis est plus large que celui des individus attribués à *Homo habilis*.

Étude de l'expression des caractères : lien entre l'état des caractères, le sexe et/ou le stade de développement de l'individu

De nombreux caractères anatomiques utilisés dans cette étude, ou dans d'autres travaux (Stringer 1987 ; Skelton, McHenry 1992 ; Lieberman *et al.* 1996 ; Strait *et al.* 1997), peuvent être liés au sexe de l'individu ou à son stade de développement post-natal. Nous pouvons mentionner comme exemple de caractère dépendant du stade de développement de l'individu : la prééminence de la glabellule (pour *Gorilla gorilla*, $\chi^2 = 14,83$, $p \leq 0,0006$), la convexité du *clivus* nasoalvéolaire (pour *Pan paniscus*, $\chi^2 = 6,28$, $p \leq 0,01$ et, pour *Pongo pygmaeus*, $\chi^2 = 12,37$, $p \leq 0,0009$), l'inclinaison du plan nuchal (pour *Gorilla gorilla*, $\chi^2 = 12,62$, $p \leq 0,0003$), l'encoche au niveau de l'astérion (pour *Pongo pygmaeus*, $\chi^2 = 9,7$, $p \leq 0,001$), la présence d'une crête sagittale (pour *Gorilla gorilla*, $\chi^2 = 25,16$, $p \leq 0,00001$) (Prat, Thackeray 2001). D'autres caractères sont liés au sexe de l'individu : l'orientation de l'os zygomatique (pour *Pongo pygmaeus*, $\chi^2 = 14,93$, $p \leq 0,005$) et les bosses frontales (pour *Homo sapiens*, $\chi^2 = 7,02$, $p \leq 0,0072$).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Quatre points de vue sont actuellement avancés pour l'attribution taxinomique des tout premiers représentants du genre *Homo* :

- les spécimens de Koobi Fora (Kenya), d'Olduvai (Tanzanie) et de l'Omo (Éthiopie) appartiennent au même taxon *Homo habilis* (Howell 1978 ; Tobias 1978a, 1991, 2003 ; Blumenshine *et al.* 2003) ;

- deux groupes distincts peuvent être observés au sein de l'échantillon d'*Homo habilis sensu lato* (Groves, Mazak 1975 ; Alexeev 1978, 1986 ; Walker, Leakey 1978 ; Stringer 1986 ; Chamberlain 1987 ; Groves 1989 ; Wood 1991, 1992, 1996 ; Rightmire 1993 ; Ferguson 1995 ; Lieberman *et al.* 1996 ; Prat 1997) ;

- les deux espèces *Homo habilis* et *Homo rudolfensis* n'appartiennent pas au genre *Homo* mais au genre *Australopithecus* (Wood, Collard 1999a, b) ;

- selon les travaux de M. Leakey et collaborateurs (2001), il serait sans doute plus approprié de mettre le fossile type de l'espèce *Homo rudolfensis* (KNM-ER 1470) dans le genre *Kenyanthropus*.

Les résultats de notre étude montrent, sur la base de la morphologie crânienne, que l'hypodigme d'*Homo habilis* regroupe deux espèces : *habilis* et *rudolfensis*. Ces conclusions rejoignent nos précédents résultats obtenus à partir des données morphométriques (Prat 1997, 2000a). Ces analyses étaient constituées, d'une part d'une analyse morphométrique différentielle ou diagramme logarithmique de Simpson (Simpson *et al.* 1960) et, d'autre part, d'une analyse multivariée de classification par agglomération [méthode d'amalgame UPGMA (*Unweighted Pair-Group using arithmetic average*) et méthode de « *Neighbor Joining* »] à la fois sur les composantes de taille et de forme (conformation). Le spécimen KNM-ER 1470 n'est pas regroupé avec les spécimens KNM-ER 1813, Stw 53, OH 7, OH 13, OH 16 et OH 24. Ces deux groupes peuvent être individualisés. Ils se distinguent selon les composantes de taille et de conformation, au niveau du complexe maxillo-facial, mais présentent, en revanche, une grande similitude dans la conformation de leur *calvaria*.

Ces résultats confirment l'hypothèse multispécifique au sein du taxon *Homo habilis sensu lato* et rejoignent celles d'autres auteurs (Chamberlain 1987 ; Stringer 1987 ; Groves 1989 ; Wood 1991, 1992, 1996 ; Kimbel,

Auteurs	<i>Homo habilis</i>	<i>Homo rudolfensis</i>
Groves (1989)	OH 7, 13, 16, 24	KNM-ER 1470, 1590
Wood (1991, 1992, 1996)	OH 7, 13, 16, 24, 62, KNM-ER 1805, 1813	KNM-ER 1470, 1590, 3732
Kimbel, Rak (1993)	KNM-ER 1813, 3735, L894-1, Stw 53, Sts 19	KNM-ER 1470, 1590, 3732
Lieberman <i>et al.</i> (1996)	OH 7, 13, 16, 24, 62, KNM-ER 1805, 1813	KNM-ER 1470, 1590, 3732
Strait <i>et al.</i> (1997)	OH 7, 13, 24, 62, KNM-ER 1805, 1813, 3735, Sts 19, Stw 53, SK 847, L894-1	KNM-ER 1470, 1590, 3732
Prat	OH 7, 13, 16, 24, 62, KNM-ER 1813, 3735, BC1, L 894-1, Stw 53	KNM-ER 1470, 1590, 3732

Tabl. IV - Attributions des restes crâniens les mieux conservés selon Groves (1989) ; Wood (1991, 1992, 1996) ; Kimbel, Rak (1993) ; Lieberman *et al.* (1996) ; Strait *et al.* (1997) ; Prat.

Tabl. IV—Specimen attributions (the best preserved crania) according to Groves (1989); Wood (1991, 1992, 1996); Kimbel, Rak (1993); Lieberman *et al.* (1996); Strait *et al.* (1997); Prat.

Rak 1993 ; Rightmire 1993 ; Lieberman *et al.* 1996 ; Strait *et al.* 1997). Elles s'en distinguent néanmoins par la liste des spécimens attribués à chaque espèce, notamment KNM-ER 1805, Sts 19 et Stw 53 (*tabl. IV*).

L'attribution taxinomique du spécimen KNM-ER 1805 a fait l'objet de discussions dès sa description par R. Leakey en 1974 (cf. Kimbel *et al.* 1984, pour la liste complète des différentes attributions se référer à Prat 2002). Ce spécimen possède des caractères anatomiques qui sont absents sur les premiers représentants du genre *Homo*, tels que la présence d'une crête sagittale faiblement développée, une crête temporo-nuchale et la projection des os nasaux par rapport à la suture fronto-maxillaire. En outre, la morphologie basicrânienne, en particulier la position du *foramen magnum* est compatible avec une attribution soit à *A. boisei*, soit au genre *Homo* (Dean, Wood 1982 ; Prat 2001, 2002). L'analyse cladistique met également en évidence la position particulière du spécimen KNM-ER 1805 (non inclus dans le clade *Homo*). Cet individu ne peut donc être considéré comme un spécimen représentatif d'un individu masculin d'*Homo habilis* pour les analyses cladistiques et les comparaisons morphologiques (Prat 2002).

Le spécimen Sts 19 de Sterkfontein montre, pour les caractères pris en compte dans cette analyse, une affinité morphologique plus importante avec l'espèce *Australopithecus africanus* (en particulier Sts 5) qu'avec *Homo habilis* (Prat 2000a), notamment pour la position du processus post-glénoïde et l'inflexion des apophyses mastoïdes par rapport à la base du crâne. Ces conclusions rejoignent celles d'Ahern (1998) et se distinguent de celles de Kimbel et Rak (1993). Toutefois, des données complémentaires sur la région tympanique sont nécessaires pour confirmer ce résultat.

L'attribution taxinomique du spécimen sud-africain Stw 53, provenant de Sterkfontein, fait elle aussi l'objet de nombreuses discussions. Lors de sa découverte, cet individu a été alloué au genre *Homo* par Hughes et Tobias (1977). Plus récemment, une attribution au genre *Australopithecus* a été avancée (Braga 1998 ; Clarke 1998 ; Kuman, Clarke 2000 ; Thackeray *et al.* 2000). Spoor et collaborateurs (1994) ont également mis en évidence que les proportions du canal semi-circulaire de cet individu n'étaient observées chez aucun autre hominidé. Nos résultats mettent en évidence que (selon les caractères utilisés dans cette étude) le spécimen Stw 53 présente une affinité morphologique plus importante avec *Homo habilis* qu'avec *Australopithecus africanus*. Cet

individu possède une élévation des os nasaux, également observée sur les spécimens OH 62 et KNM-ER 1470. Ce caractère n'est présent sur aucun spécimen attribué à *Australopithecus africanus* (Stw 505, Sts 5). D'importantes similitudes sont également observées entre Stw 53, OH 24 et KNM-ER 1813 pour le sillon maxillaire, la morphologie du pilier antérieur de la face, la convexité de la portion alvéolaire de la région incisive et l'absence de la protubérance latérale de l'os zygomatique (KNM-ER 1813, OH 24, OH 62). Les dents sont de dimensions importantes et la taille des molaires décroît d'avant en arrière. Kuman et Clarke (2000) considèrent cette morphologie comme typique du genre *Australopithecus*, mais ce caractère est également observé sur le spécimen OH 16 attribué au genre *Homo*. En *norma basilaris*, des rapprochements entre Stw 53 et les spécimens attribués aux tout premiers représentants du genre *Homo* et des distinctions avec *Australopithecus africanus* (Sts 5) peuvent être mis en évidence. Il s'agit de la forme du processus ento-glénoïde et du tubercule articulaire (OH 13, OH 16), du développement de la crête pétreuse (OH 24), du processus vaginal (OH 24) et du processus d'Eustache. Contrairement aux conclusions de Hughes et Tobias (1977), le processus styloïde est présent sur les individus d'*A. africanus*, comme sur le spécimen MLD 37/38 et ce caractère n'est pas particulier au genre *Homo*. Toutefois, la morphologie de Stw 53 se rapproche de celle des *A. africanus* pour la position relative des lignes temporales (proches de la suture sagittale, Prat 2000c). Les résultats de l'analyse cladistique mettent également en évidence l'appartenance de Stw 53 au clade *Homo*. Ces résultats sont en accord avec nos analyses précédentes basées sur des méthodes phénétiques en utilisant les composantes de taille et de conformation (Prat 2000b). Ces études confirment les résultats de Tobias (1978b, 1980), pour le maintien du spécimen Stw 53 dans le genre *Homo*.

Les résultats issus de l'analyse cladistique mettent également en évidence que les spécimens KNM-ER 1470 (holotype d'*Homo rudolfensis*), KNM-ER 1813, 3732, OH 13 (paratype d'*Homo habilis*), OH 16 (paratype d'*Homo habilis*), OH 24, OH 62 et Stw 53 appartiennent au genre *Homo* et non au genre *Australopithecus* ou *Kenyanthropus*. Le genre *Homo* est un groupe monophylétique même si on y inclut les spécimens appartenant aux espèces *habilis* et *rudolfensis*. Ces conclusions vont à l'encontre de celles proposées par Wood et Collard (Wood, Collard 1999a, b) qui excluent du genre *Homo* les espèces *habilis* et *rudolfensis*. De plus, si

comme le proposent ces auteurs, ces deux espèces appartiennent au genre *Australopithecus*, alors une redéfinition de ce genre s'avère indispensable. L'intégration des données des spécimens AL 666-1 et OH 65, ayant des affinités avec *Homo habilis* (Kimbel *et al.* 1996 ; Blumenshine *et al.* 2003), est nécessaire pour confirmer ces premiers résultats. Une étude plus détaillée de l'holotype de *Kenyanthropus platyops* est également indispensable pour conforter les résultats de l'analyse cladistique (fig. 3) établie à partir des données de la diagnose.

Il faut toutefois noter que l'un des problèmes méthodologiques actuel concerne la comparaison des résultats des différentes analyses cladistiques. Il existe en effet de grandes divergences dans l'attribution taxinomique des spécimens entre les auteurs. Les différences de topologie des arbres peuvent être ainsi dues soit aux spécimens, soit aux caractères pris en compte dans l'analyse. Pour exemple, l'attribution du spécimen kenyan KNM-ER 1805 à l'espèce *Homo habilis* a des conséquences évidentes sur l'attribution des états de caractères pour cette espèce. En effet, les caractères « présence d'une crête sagittale » et « présence d'une crête temporo-nuchale » sont codés « oui » pour l'espèce *habilis* (Skelton, McHenry 1992 ; Strait *et al.* 1997), du fait de l'attribution de KNM-ER 1805 à cette espèce (pour la crête temporo-nuchale, « the *H. habilis* state assignment is based on KNM-ER 1805 », Strait *et al.* 1997). Si l'on ne considère pas ce spécimen comme un spécimen masculin d'*Homo habilis*, alors ces caractères sont codés « non » et toute la topologie de l'arbre de consensus s'en trouve modifiée.

Concernant la pertinence des caractères morphologiques utilisés dans les études comparatives et

les analyses cladistiques, il apparaît également primordial de vérifier si ces caractères ne sont pas liés au stade de développement ou à l'attribution sexuelle de l'individu (Prat 2000a ; Prat, Thackeray 2001). En effet, de nombreux caractères morphologiques permettant de distinguer ces deux ensembles, énoncés dans ce travail et par d'autres auteurs (Lieberman *et al.* 1996 ; Strait *et al.* 1997), sont soit liés à l'attribution sexuelle, soit au stade de développement de l'individu. Ces caractères doivent donc être considérés avec prudence dans les études sur les hominidés plio-pléistocènes. Un examen approfondi de la valeur phylogénétique de chaque caractère doit être également pris en compte. Il est essentiel de vérifier si les caractères sont bien des caractères homologues (Lieberman 1999 ; Lockwood, Fleagle 1999) et s'ils sont indépendants c'est-à-dire s'ils ne sont pas reliés fonctionnellement ou structurellement entre eux (Skelton, McHenry 1998 ; Strait, Grine 1998 ; Strait 2001).

Remerciements

Je tiens à remercier P.V. Tobias, L. Berger, F. Thackeray, M.G. Leakey, l'Office du Président du Kenya, le Ministère de la Culture de Tanzanie, les National Museums of Tanzania, National Museums of Kenya et National Museums of Ethiopia, W. Van Neer, H. Hartman, C. Smeenk pour les collections d'hominidés fossiles originaux et de grands singes actuels dont j'ai pu disposer dans leurs laboratoires. J'exprime également ma reconnaissance à A.-M. Bacon, M.-L. Inizan et aux deux lecteurs anonymes pour leurs suggestions. Cette étude a été soutenue financièrement par le Ministère des Affaires Étrangères et la Fondation Singer-Polignac.

BIBLIOGRAPHIE

- AHERN (J.C.M.) 1998, Underestimating intraspecific variation: the problem with excluding Sts 19 from *Australopithecus africanus*, *American Journal of Physical Anthropology* 105: 461-480.
- ALEXEEV (V.P.) 1978, *Paleoantropologia zemnogo shara i formirovanie chelovecheskikh ras (The Palaeoanthropology of the world and the forming of the Human Races)*, Paleolit, Nauka, Moscow, p. 30-31.
- ALEXEEV (V.P.) 1986, *The origin of Human Race*, Progress, Moscow, 356 p.
- ASFAW (B.), GILBERT (W.H.), BEYENE (Y.), HART (W.K.), RENNE (P.R.), WOLDEGABRIEL (G.), VRBA (E.S.), WHITE (T.D.) 2002, Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia, *Nature* 416: 317-320.
- ASFAW (B.), WHITE (T.), LOVEJOY (O.), LATIMER (B.), SIMPSON (S.), SUWA (G.) 1999, *Australopithecus garhi*: a new species of early hominid from Ethiopia, *Nature* 284: 629-635.
- BLUMENSHINE (R.J.), PETERS (C.R.), MASAO (F.T.), CLARKE (R.J.), DEINO (A.L.), HAY (R.L.), SWISHER (C.C.), STANISTREET (I.G.), ASHLEY (G.M.), MCHENRY (L.J.), SIKES (N.E.), VAN DER MERWE (N.J.), TACTIKOS (J.C.), CUSHING (A.E.), DEOCAMPO (D.M.), NJAU (J.K.), EBERT (J.I.) 2003, Late Pliocene *Homo* and hominid land use from western Olduvai gorge, Tanzania, *Science* 299: 1217-1221.
- BRAGA (J.) 1995, *Définition de certains caractères discrets crâniens chez Pongo, Gorilla et Pan, Perspectives taxonomiques et phylogénétiques*, Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1, Talence, 398 p.
- BRAGA (J.) 1998, Chimpanzee variation facilitates the interpretation of the incisive suture closure in south African Plio-Pleistocene hominids, *American Journal of Physical Anthropology* 105: 121-135.
- BRUNET (M.), BEAUVILAIN (A.), COPPENS (Y.), HEINTZ (E.), MOUTAYE (A.H.E.), PILBEAM (D.) 1995, The first *Australopithecine* 2500 kilometers west of the rift valley, *Nature* 368: 273-275.
- BRUNET (M.), GUY (F.), DAVID (D.), MACKAYE (H.T.), LIKIUS (A.), AHOOUNTA (D.), BEAUVILAIN (A.), BLONDEL (C.), BOCHERENS (H.), BOISSERIE (J.-R.), de BONIS (L.), COPPENS (Y.), DEJAX (J.), DENYS (C.), DURINGERQ (P.), EISENMANN (V.), FANONE (G.), FRONTY (P.), GERAADS (D.), LEHMANN (T.), LIHOREAU (F.), LOUCHARTE (A.), MAHAMAT (A.), MERCERON (G.), MOUCHELIN (G.), OTERO (O.), CAMPOMANES (P.P.), PONCE DE LÉON (M.), RAGE (J.-C.), SAPANETK (M.), SCHUSTER (M.), SUDRE (J.), TASSY (P.), VALENTIN (X.), VIGNAUD (P.), VIRIOT (L.), ZAZZO (A.), ZOLLIKOFER (C.) 2002, A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa, *Nature* 418:145-151.
- BOAZ (N.T.), HOWEL (F.C.) 1977, A gracile hominid cranium from upper member G of the Shungura Formation, Ethiopia, *American Journal of Physical Anthropology* 46: 93-108.
- CAPPAROS (M.) 1997, *Homo sapiens archaïque : un ou plusieurs (taxons) espèces ? Analyse cladistique et analyse morphométrique*, Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, 297 p.
- CHAMBERLAIN (A.T.) 1987, *A taxonomic review and phylogenetics analysis of Homo habilis*, Ph.D. thesis, University of Liverpool, 312 p.
- CHAMBERLAIN (A.T.), WOOD (B.A.) 1987, Early hominid phylogeny, *Journal of Human Evolution* 16: 119-133.
- CLARKE (R.J.) 1994, The significance of the Swartkrans *Homo* to the *Homo erectus* problem, *Courier Forschungsinstitut Serckenberg* 171: 185-193.
- CLARKE (R.J.) 1998, Sterkfontein and its several *Australopithecine* species, in M.A. Raath, H. Soodyall, D. Darkban, K.K. Kuykendall, P.V. Tobias (eds), *Abstracts of contribution to the dual congress*, 28 June-4 July 1998, Sun city, p. 69.
- COQUEUGNIOT (H.) 1998, *Variabilité morphologique de la tête osseuse au cours de l'ontogénèse, l'exemple des enfants de l'espèce Homo sapiens*, Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux 1, Talence, 324 p.
- DARLU (P.), TASSY (P.) 1993, *La reconstruction phylogénétique, Concepts et méthodes*, Collection biologie théorique, Masson, Paris, 273 p.
- DEAN (M.C.), WOOD (B.A.) 1982, Basicranial anatomy of Plio-Pleistocene hominids from East and South Africa, *American Journal of Physical Anthropology* 59: 159-174.
- FARRIS (J.S.) 1989, The retention index and the rescaled consistency index, *Cladistics* 5: 417-419.
- FEIBEL (C.S.), BROWN (H.), MCDUGALL (I.) 1989, Stratigraphic context of fossil hominids from the Omo group deposits: northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia, *American Journal of Physical Anthropology* 78: 595-622.

- FERGUSON (W.W.) 1995, A new species of the genus *Homo* (Primates: Hominidae) from the Plio/Pleistocene of Koobi Fora, Kenya, *Primates* 36: 69-89.
- GILBERT (W.H.), WHITE (T.D.), ASFAW (B.) 2003, *Homo erectus*, *Homo ergaster*, *Homo "cepranensis"*, and the Daka cranium, *Journal of Human Evolution* 45: 255-259.
- GRINE (F.E.), DEMES (B.), JUNGERS (W.L.), COLE III (T.M.) 1993, Taxonomy affinity of the early *Homo* cranium from Swartkrans, South Africa, *American Journal of Physical Anthropology* 92: 411-426.
- GROVES (C.P.) 1989, *A theory of Human and Primate Evolution*, Clarendon Press, Oxford, 375 p.
- GROVES (C.P.), MAZAK (V.) 1975, An approach of taxonomy of the hominidae: gracile Villafranchian hominids in Africa, *Casopis pro Mineralogii a Geologii* 20: 225-247.
- HAILE-SELASSIE (Y.) 2001, Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia, *Nature* 412: 178-181.
- HAY (R.L.) 1976, The setting of the gorge and history of the geological investigations, in R.L. Hay (ed.), *The Geology of Olduvai Gorge*, University of California Press, Berkeley, p. 25-28.
- HILL (A.) 1992, Earliest *Homo*, *Nature* 355: 719-722.
- HOWELL (F.C.) 1978, Hominidae, in V.J. Maglio, H.B.S. Cooke (eds), *Evolution of african mammals*, Harvard University Press, Washington, p. 190-194.
- HOWELL (F.C.), COPPENS (Y.), HEINZELIN (J.) (DE) 1974, Inventory of remains of Hominidae from Pliocene/Pleistocene formation of the lower Omo basin, Ethiopia (1967/1972), *American Journal of Physical Anthropology* 40: 1-16.
- HUGHES (A.R.), TOBIAS (P.V.) 1977, A fossil skull probably to the genus *Homo* from Sterkfontein, Transvaal, *Nature* 265: 310-312.
- JOHANSON (D.C.), MASAO (F.T.), ECK (G.G.), WHITE (T.D.), WALTER (R.C.), KIMBEL (W.H.), ASFAW (B.), MANEGA (P.), NDESSOKIA (P.), SUWA (G.) 1987, New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, *Nature* 327: 205-209.
- KEYSER (A.W.), MENTER (C.G.), MOGGI-CECCHI (J.), RAYNE PICKERING (T.), BERGER (L.R.) 2000, Drimolen: a new hominid-bearing site in Gauteng South Africa, *South African Journal of Science* 96: 193-197.
- KIMBEL (W.H.), RAK (Y.) 1993, The importance of species taxa in Paleoanthropology and an argument for the phylogenetic concept of the species category, in W.H. Kimbel, B. Martin (eds), *Species, species concepts, and Primate evolution*, Plenum Press, New York, p. 461-484.
- KIMBEL (W.H.), WALTER (R.C.), JOHANSON (D.C.), REED (K.E.), ARONSON (J.L.), ASSEFA (Z.), MAREAN (C.W.), ECK (G.G.), BOBE (R.), HOVERS (E.), RAK (Y.), VONDRA (C.), YEMANE (T.), YORK (D.), CHEN (Y.), EVENSEN (N.M.), SMITH (P.E.) 1996, Late Pliocene *Homo* and Oldowan tools from the Hadar formation (Kada Hadar member), Ethiopia, *Journal of Human Evolution* 31: 549-561.
- KIMBEL (W.H.), WHITE (T.D.), JOHANSON (D.C.) 1984, Cranial morphology of *Australopithecus afarensis*: a comparative study based on a composite reconstruction of the adult skull, *American Journal of Physical Anthropology* 64: 337-388.
- KUMAN (K.), CLARKE (R.J.) 2000, Stratigraphy, artefact industries and hominid association for Sterkfontein, Member 5, *Journal of Human Evolution* 38: 827-847.
- LEAKEY (L.S.B.) 1961, The juvenile mandible from Olduvai, *Nature* 191: 417-418.
- LEAKEY (L.S.B.), TOBIAS (P.V.), NAPIER (J.R.) 1964, A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge, *Nature* 202: 7-9.
- LEAKEY (R.E.F.) 1973, Further evidence of lower Pleistocene hominids from East Rudolf, north Kenya, *Nature* 242: 170-173.
- LEAKEY (R.E.F.) 1974, Further evidence of lower Pleistocene hominids from East Rudolf, north Kenya, *Nature* 248: 653-656.
- LEAKEY (R.E.F.) 1976, New hominid fossils from the Koobi Fora formation in northern Kenya, *Nature* 261: 574-576.
- LEAKEY (M.G.), FEIBEL (C.S.), McDUGALL (I.), WALKER (A.) 1995, New four million year old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya, *Nature* 376: 565-571.
- LEAKEY (M.G.), SPOOR (F.), BROWN (F.H.), GOTHOGO (P.N.), KIAIRIE (C.), LEAKEY (L.N.), McDUGALL (I.) 2001, New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages, *Nature* 410: 433-439.
- LIEBERMAN (D.E.) 1999, Homology and hominid phylogeny: problems and potential solutions, *Evolutionary Anthropology* 7: 147-151.

- LIEBERMAN (D.E.), WOOD (B.A.), PILBEAM (D.R.) 1996, Homoplasmy and early *Homo*: an analysis of the evolutionary relationships of *H. habilis sensu stricto* and *H. rudolfensis*, *Journal of Human Evolution* 30: 97-120.
- LOCKWOOD (C.A.), FLEAGLE (J.G.) 1999, The recognition and evaluation of homoplasmy in primate and human evolution, *Yearbook of Physical Anthropology* 42: 189-232.
- MILLER (J.A.) 1991, Does brain size variability provide evidence of multiple species in *Homo habilis*? *American Journal of Physical Anthropology* 84: 385-398.
- MILLER (J.A.) 2000, Craniofacial variation in *Homo habilis*: an analysis of the evidence for multiple species, *American Journal of Physical Anthropology* 112: 103-128.
- PRAT (S.) 1997, Problème taxinomique des premiers représentants du genre *Homo*, Études crâniennes des individus d'Olduvai et de Koobi Fora, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., 9, 3-4 : 251-266.
- PRAT (S.) 2000a, *Origine et taxinomie des premiers représentants du genre Homo*, Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1, Talence, 687 p.
- PRAT (S.) 2000b, Who could be Stw 53? (abstract), *11th Biennial Conference of the Palaeontological Society of Southern Africa*, 4-8 September 2000, Pretoria, p. 28.
- PRAT (S.) 2000c, Problems concerning the taxonomic allocation of the South African hominid: Stw 53 (abstract), *12th Congress of the European Anthropological Association*, 8-11 september 2000, Cambridge, p. 55.
- PRAT (S.) 2001, Comparison between KNM-ER 1805 and other specimens of early *Homo*: a reevaluation of its taxonomic allocation, *American Journal of Physical Anthropology*, suppl. 32: 121.
- PRAT (S.) 2002, Anatomical study of the skull of the Kenyan specimen KNM-ER 1805: a re-evaluation of its taxonomic allocation? *Comptes Rendus Palevol* 1: 27-33.
- PRAT (S.), THACKERAY (J.F.) 2001, Position des lignes temporelles sur le cranium de « Mrs » Ples (*A. africanus*) : une attribution sexuelle est-elle possible ? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes* 332 : 403-409.
- RAMIREZ-ROZZI (F.) 1997, *Les hominidés du Plio-Pléistocène de la vallée de l'Omo*, Cahiers de Paléanthropologie, CNRS éditions, Paris, 211 p.
- RIGHTMIRE (G.P.) 1993, Variation among early *Homo* crania from Olduvai Gorge and the Koobi Fora region, *American Journal of Physical Anthropology* 90: 1-33.
- SCHRENK (F.), BROMAGE (T.G.), BETZLER (C.G.), RING (U.), JUWAYEYI (Y.M.) 1993, Oldest *Homo* and Pliocene biogeography of the Malawi Rift, *Nature* 365: 833-836.
- SCHWARTZ (H.P.), GRÜN (R.), TOBIAS (P.V.) 1994, ESR dating studies of the Australopithecine site of Sterkfontein, South Africa, *Journal of Human Evolution* 26: 175-181.
- SENUT (B.), PICKFORD (M.), GOMMERY (D.), MEIN (P.) 2001, First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya) *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes* 332 : 137-144.
- SKELTON (R.R.), MCHENRY (H.M.) 1992, Evolutionary relationships among early hominids, *Journal of Human Evolution* 23: 309-349.
- SKELTON (R.R.), MCHENRY (H.M.) 1998, Trait list bias and a reappraisal of early hominid phylogeny, *Journal of Human Evolution* 34: 109-113.
- SKELTON (R.R.), MCHENRY (H.M.), DRAWHORN (G.M.) 1986, Phylogenetic analysis of early hominids, *Current Anthropology* 27, 1: 21-43.
- SIMPSON (G.G.), ROE (A.), LEWONTIN (R.C.) 1960, *Quantitative zoology*, Harcourt Brace, New York, 140 p.
- SPOOR (F.), WOOD (B.A.), ZONNEVELD (F.) 1994, Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion, *Nature* 369: 645-648.
- STRAIT (D.S.) 2001, Integration, phylogeny, and the hominid cranial base, *American Journal of Physical Anthropology* 114: 273-297.
- STRAIT (D.S.), GRINE (F.E.) 1998, Trait list bias? A reply to Skelton and McHenry, *Journal of Human Evolution* 34: 115-118.
- STRAIT (D.S.), GRINE (F.E.), MONIZ (M.A.) 1997, A reappraisal of early hominid phylogeny, *Journal of Human Evolution* 32: 17-82.
- STRINGER (C.B.) 1986, The credibility of *Homo habilis*, in B.A. Wood., L. Martin, P. Andrews (eds), *Major topics in primate and human evolution*, Cambridge University Press, New York, p. 266-294.

- STRINGER (C.B.) 1987, A numerical cladistic analysis for the genus *Homo*, *Journal of Human Evolution* 16: 135-146.
- SWOFFORD (D.L.) 1993, PAUP *Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1.s*, Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois, USA.
- THACKERAY (J.F.), LOTH (S.R.), LAING (M.), SWANEPOEL (E.), DAYAL (M.R.), LUBBE (K.) 2000, Comparison of Sts 5 ('Mrs Ples') and Stw 53 ('early *Homo*') from Sterkfontein, South Africa, *South African Journal of Science* 96: 21.
- THIELE (K.) 1993, The holy of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data, *Cladistics* 9: 275-304.
- TOBIAS (P.V.) 1978a, Position et rôle des Australopithécins dans la phylogénèse humaine, avec étude particulière d'*Homo habilis* et des théories controversées avancées à propos des premiers hominidés fossiles de Hadar et de Laetoli, in Fondation Singer Polignac (éd.), *Les origines humaines et les époques de l'intelligence*, Masson, Paris, p. 38-74.
- TOBIAS (P.V.) 1978b, The earliest Transvaal members of the genus *Homo* with another look at some problems of hominid taxonomy and systematics, *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 69: 225-265.
- TOBIAS (P.V.) 1980, The natural history of the helicoidal occlusal plane and its evolution in early *Homo*, *American Journal of Physical Anthropology* 53: 173-187.
- TOBIAS (P.V.) 1991, *Olduvai Gorge, vol. IVa et IVb: Homo habilis, skulls, endocasts and teeth*, Cambridge University Press, Cambridge, 900 p.
- TOBIAS (P.V.) 2003, Encore Olduvai, *Science* 299: 1193-1194.
- USHIDA (A.) 1992, *Intra-species variation among great apes, Implications for taxonomy of fossil hominoids*, Ph.D. Thesis, Harvard University, Cambridge, 308 p.
- VRBA (E.S.) 1985, Ecological and adaptative changes associated with early hominid evolution, in E. Delson (ed.), *Ancestors: the hard evidence*, Alan R. Riss, New York, p. 63-71.
- WALKER (A.C.), LEAKEY (R.E.F.) 1978, The hominids of East Turkana, *Scientific American* 239: 44-56.
- WALTER (R.C.) 1994, Age of Lucy and the first family single cristal $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the Denen Dora and lower Kada Hadar members of the Hadar Formation, Ethiopia, *Geology* 22: 6-10.
- WEIDENREICH (F.) 1943, The skull of *Sinanthropus pekinensis*, a comparative study, *Palaeontologica* 10:1-494.
- WHITE (T.D.), JOHANSON (D.C.), KIMBEL (W.H.) 1981, *Australopithecus africanus*: its phyletic position revisited, *South African Journal of Sciences* 77: 445-470.
- WHITE (T.D.), SUWA (G.), ASFAW (B.) 1994, *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia, *Nature* 371: 306-312.
- WOOD (B.A.) 1991, *Koobi Fora: research Project, vol. 4: hominid cranial remains*, Clarendon Press, Oxford, 466 p.
- WOOD (B.A.) 1992, Origin and evolution of the genus *Homo*, *Nature* 355: 783-790.
- WOOD (B.A.) 1996, The origin and evolution of the genus *Homo*, in W.E. Meikle, F.C. Howell, N.G. Jablonsky (eds), *Issues in Human Evolution, memoir 21*, California Academy of Sciences, San Francisco, p. 105-114.
- WOOD (B.A.), COLLARD (M.) 1999a, The Human genus, *Science* 284: 65-71.
- WOOD (B.A.), COLLARD (M.) 1999b, The changing face of the genus *Homo*, *Evolution of Anthropology* 8, 6: 195-207.
- ZEITOUN (V.) 2000, Révision de l'espèce *Homo erectus* (Dubois 1893), Utilisations des données morphologiques et métriques en cladistique, reconsidération du cas *Homo erectus*, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., t. 12, 1-2 : 1-200.

1	Forme du cranium : (0) ovoïde, (1) intermédiaire, (2) longue
2	Contour crânien en <i>norma occipitalis</i> : (0) circulaire, (1) trapézoïdal, (2) pans latéraux divergents vers le haut
3	Position de la largeur maximale du crâne : (0) mastoïde, (1) pariéto-temporal, (2) pariétal
4	Position de la largeur maximale bipariétale en <i>norma occipitalis</i> : (0) basse, (1) médiane, (2) haute
5	Torus supraorbitaire : (0) absent, (1) présent non continu, (2) présent continu
6	Saillie du torus supraorbitaire : (0) forte, (1) moyenne, (2) faible *
7	<i>Sulcus supraorbitalis</i> : (0) absent, (1) incomplet, (2) complet
8	Région glabellaire en <i>norma facialis</i> : (0) plane, (1) bombement, (2) dépression
9	Région glabellaire en <i>norma lateralis</i> : (0) plane, (1) bombement, (2) dépression
10	Proéminence glabellaire : (0) faible ou inexistante, (1) intermédiaire, (2) proéminente
11	Profondeur de la dépression supraorbitaire : (0) nulle, (1) moyenne, (2) forte
12	Dépression postorbitaire latérale : (0) absente, (1) présente
13	Dépression supratrigonale : (0) absente, (1) présente
14	Tubercule au point fronto-temporal : (0) absent, (1) présent
15	Bosses frontales : (0) absence, (1) présence
16	Convexité de l'écaille de l'os frontal : (0) plat ou faible, (1) forte
17	Existence d'une crête métopique : (0) absente, (1) présente
18	Constriction postorbitaire : (0) forte, (1) faible
19	Empiètement des lignes temporales supérieures sur le bord supraorbitaire : (0) non, (1) oui situation médiale, (2) oui, situation latérale
20	Bosses pariétales : (0) absence, (1) présence, position médiane, (2) présence, position haute
21	Dépression prélambdaïque : (0) absence, (1) présence
22	<i>Torus angularis</i> (Weidenreich, 1943) : (0) absence, (1) présence
23	Crête sagittale sur la moitié antérieure de l'arc bregma-lambda : (0) présente, (1) absente
24	Importance de la crête sagittale : (0) nulle, (1) moyenne, (2) forte *
25	Position de la longueur maximale de l'os pariétal : (0) haute, (1) basse
26	Position des lignes courbes temporales : (0) haute, (1) médiane, (2) basse
27	Lignes temporales ou crêtes : (0) lignes, (1) crêtes
28	Position des crêtes temporales/lignes pariétales : (0) supérieure, (1) même niveau, (2) inférieure
29	Forme de l'écaille de l'os temporal : (0) basse et triangulaire, (1) haute et arrondie
30	Forme du bord antérieur de l'écaille de l'os temporal : (0) verticale, (1) antérieure, (2) postérieure
31	Forme du bord supérieur de l'écaille de l'os temporal : (0) horizontale, (1) postérieure
32	Développement latéral de la crête supramastoïdienne : (0) <5 mm, (1) 5<d<10 mm, (2) >10 mm
33	Saillie de la crête supramastoïdienne : (0) faible, (1) intermédiaire, (2) forte *
34	Importance de la crête supramastoïdienne au niveau du porion : (0) nulle, (1) moyenne
35	Individualisation de la crête mastoïdienne : (0) non, (1) faible, (2) forte *
36	Tubercule supramastoïdien : (0) absence, (1) présence
37	Jonctions des crêtes mastoïdienne et supramastoïdienne : (0) non, (1) oui
38	Inclinaison du processus zygomatique de l'os temporal / plan de Francfort : (0) antérieure, (1) parallèle
39	Angle entre le processus zygomatique de l'os temporal et le processus temporal de l'os zygomatique : (0) oui, (1) non
40	Forme de la racine du processus zygomatique de l'os temporal : (0) elliptique, (1) plane, (2) circulaire
41	Localisation de la racine longitudinale du processus zygomatique : (0) PPG (processus post-glénoïde), (1) entre PPG et TZA (tubercule zygomatique antérieur), (2) porion
42	Inflexion des apophyses mastoïdes par rapport à la base du crâne : (0) médiale, (1) verticale, (2) latérale
43	Processus mastoïde gonflé latéralement avec <i>sulcus</i> supramastoïde distinct : (0) non, (1) oui
44	Eminence juxta-mastoïdienne : (0) absente, (1) faible, (2) forte *
45	Suture occipitomastoïdienne / relief juxta-mastoïdien : (0) milieu, (1) latérale, (2) médiale
46	Forme du méat auditif externe : (0) circulaire, (1) elliptique grand axe supéro-antérieur inféro-postérieur, (2) elliptique grand axe antéro-postérieur, (3) elliptique grand axe supéro-inférieur, (4) elliptique grand axe antéro-inférieur supéro-postérieur
47	Forme de l'articulation temporo-mandibulaire : (0) rectangulaire, (1) losangique
48	Développement du tubercule articulaire : (0) médio-latéral (ML) = antéro-postérieur (AP), (1) ML>AP, (2) ML>>AP, (3) ML<AP
49	Forme du tubercule articulaire : (0) 1 seule surface articulaire, (2) 2 surfaces articulaires
50	Continuité de la pente postérieure du tubercule articulaire et du plan sous-temporal : (0) oui, (1) non
51	Localisation du processus ento-glénoïde : (0) en totalité au niveau de l'os temporal, (1) en partie au niveau de l'os sphénoïde
52	Sillon entre la plaque tympanique et le processus post-glénoïdien : (0) oui, (2) non
53	Position de l'apex du processus ento-glénoïde par rapport à l'axe parasagittal entre le foramen carotidien et le foramen ovale : (0) latérale, (1) dans l'axe
54	Forme du processus post-glénoïde : (0) symétrique, triangulaire, (1) asymétrique déjeté latéralement, (2) rectangulaire
55	Position du processus post-glénoïde par rapport à l'extrémité latérale du tympanal : (0) latérale, (1) même niveau, (2) médiale
56	Position de l'apex de processus post-glénoïde/ milieu du tubercule articulaire : (0) latérale, (1) milieu
57	Existence d'un tubercule pré-glénoïde : (0) non, (1) oui, limite antérieure du tubercule articulaire, (2) oui, en avant du tubercule articulaire
58	Profondeur relative de la fosse mandibulaire par rapport au plan de Francfort : (0) en dessous, (1) même niveau, (2) au dessus
59	Continuité de l'incisure mastoïdienne : (0) oui, (1) non
60	Relation entre le front du processus mastoïde et le plan tympanique : (0) dans le même plan, (1) présence d'un sillon
61	Processus paramastoïde : (0) non, (1) oui
62	Développement de la crête pétreuse : (0) absente, (1) uniforme
63	Processus vaginal : (0) absent, (1) présent
64	Forme de l'os tympanique : (0) plan, (1) tubulaire, (2) crête

65	Processus d'Eustache : (0) absent, (1) présent
66	Forme du <i>foramen magnum</i> : (0) oval, (1) en forme de coeur
67	Position du <i>foramen magnum</i> par rapport à la ligne bitympanique : (0) postérieure, (1) même niveau, (2) antérieure
68	Position du basion par rapport à la ligne PPG-PPG : (0) même niveau, (1) postérieure, (2) antérieure
69	Inclinaison du plan nuchal : (0) proche de la verticale, (1) proche du Plan de Francfort
70	Inclinaison du <i>foramen magnum</i> : (0) postérieure, (1) antérieure
71	Dimension du plan nuchal/ plan occipital : (0) plus court, (1) plus long
72	Position de l'inion/opisthocranion : (0) en dessous, (1) même niveau, (2) au dessus
73	Protubérance occipitale externe : (0) absence, (1) présence
74	Torus occipital transverse : (0) absence, (1) développement médial, (2) développement médial et latéral
75	Crête occipitale externe : (0) absence, (1) présence, non continue, (2) présence, continue
76	Lignes nuchales suprêmes : (0) absentes, (1) petites lignes, (2) fortement marquées
77	Crête temporo-nuchale composite : (0) absence, (1) présence
78	Encoche au niveau de l'astérion : (0) absente, (1) présente
79	Chevauchement de l'os pariétal au niveau de l'astérion : (0) absence, (1) présence
80	Chignon occipital : (0) absence, (1) présence
81	Position du nasion par rapport à la glabelle : (0) au niveau ou proche, (1) éloigné
82	<i>Clivus</i> nasoalvéolaire (en section tranverse) : (0) concave, (1) plan, (2) convexe
83	Trigone maxillaire : (0) absent, (1) présent
84	Sillon maxillaire : (0) absent, (1) présent
85	Forme de l'arcade dentaire : (0) upsiloïde, (1) parabolique
86	Fosse canine : (0) absente, (1) présente
87	Dépression sous-orbitaire : (0) absente, (1) présente
88	Alignement des dents antérieures : (0) alignées, (1) incisives alignées, (2) non alignées
89	Convexité de la partie alvéolaire de l'os maxillaire au niveau des incisives : (0) non, (1) oui
90	Piliers antérieurs : (0) absence, (1) présence
91	Indépendance de la région incisive par rapport à l'ouverture piriforme : (0) non, (1) oui
92	Prognathisme facial : (0) faible, (1) fort *
93	Position de la projection du processus temporal de l'os zygomatique/ouverture piriforme : (0) basse, (1) médiane, (2) haute
94	Proéminence latérale de l'os zygomatique : (0) absence, (1) présence
95	Existence d'une fosse zygomatoco-maxillaire : (0) absence, (1) présence
96	Plan du processus frontal de l'os zygomatique : (0) antérieur, (1) vertical, (2) postérieur
97	Situation du point frontomaxillaire par rapport à la rangée dentaire jugale : (0) P4-M1, (1) M1-M2, (2) M2-M3
98	Forme des orbites : (0) rectangulaire allongement mésio-latéral, (1) rectangulaire allongement supéro-inférieur, (2) carrée
99	Forme du bord supérieur des orbites : (0) rectangulaire, (1) arrondie, (2) ovoïde
100	Orientation des bords latéraux des orbites : (0) verticale, (1) médialement
101	Orientation des bords médians des orbites : (0) verticale, (1) latéralement
102	Position du bord inférieur des orbites/bord supérieur : (0) antérieure, (1) même plan, (2) postérieure
103	Bord infraorbitaire arrondi latéralement : (0) non, (1) oui
104	Nombre de <i>foramina</i> infraorbitaires : (0) multiple, (1) unique
105	Épine nasale antérieure renforcée : (0) absence, (1) présence
106	Éversion nasale : (0) absence, (1) présence
107	Forme du bord latéral de l'ouverture piriforme : (0) arrondi, (1) anguleux
108	Expansion latérale de la partie supérieure des os nasaux : (0) non, (1) oui
109	Localisation de la largeur la plus grande des os nasaux : (0) inférieure, (1) supérieure
110	Projection des os nasaux par rapport à la suture frontomaxillaire : (0) au dessus, (1) au même niveau, (2) en dessous
111	Canal hypoglosse bipartite : (0) absence, (1) présence
112	Processus paracondylaire : (0) absence, (1) présence
113	Épine du ligament de l'apex de la dent de l'axis : (0) absence, (1) présence
114	Processus styloïde : (0) absence, (1) présence
115	Pont ptérygo-épineux : (0) absence, (1) présence
116	Ponts endocrâniens du foramen jugulaire : (0) absence, (1) présence
117	Ponts exocrâniens du foramen jugulaire : (0) absence, (1) présence
118	Confluence du foramen épineux et du foramen ovale : (0) absence, (1) présence
119	Fissure infraorbitaire (portion verticale) : (0) absence, (1) présence
120	Suture métopique : (0) absence, (1) présence
121	Synostose de la suture incisive (portion antérieure) : (0) oui, (1) non
122	Prognathisme alvéolaire : (0) fort, (1) faible

*Annexe I - Liste des caractères anatomiques et des états de caractères, * catégories déterminées par la méthode de Thiele (1993).*

*Annex I—List of anatomical characteristics and of the states of the characteristics, * categories determined by Thiele's method (1993).*

	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	
<i>Pan</i>	2	0	0	1&2	1	0	0&1	0&1	0	0	1	0&1	0	0	0	0&1	0&1&2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gorilla</i>	2	0	0	1&2	0&1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0&1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ER1470	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
ER1805	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
ER1813	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	0	1	1	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
OH24	0	0	1	0	1	2	1	1	0	2	0	1	1	?	0	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
OH13	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
OH16	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
OH62	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
STW53	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
ER406	1	1	?	0	1	1&2	1	1	0	1	1	1	0	0	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
ER3732	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
ER730	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
OH9	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
OH5	1	1	0	0	2	0	2	0	1	0	1	1	0	0	1	2	0	0&1	0	1	0&1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
ER3733	?	1	0	0	1	2	0	0	0	2	0	?	?	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
ER3883	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
STW505	1	1	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
STS5	2	1	1	0	1	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
SK48	2	1	0	0	0	1	1	0	0	2	1	1	0	1	?	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
SK46	2	?	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
STS71	2	?	1	0	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
AL333-45	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
WT17000	1	?	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
WT40000	0	?	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Annexe II - Matrice des états de caractères.

Annex II—Character matrix.